УДК 591.47 : 599.4

М. Ф. Ковтун

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ РУКОКРЫЛЫХ

В литературе обсуждается главным образом два аспекта эволюции рукокрылых: происхождение группы (поиск предковой формы) и эволюция полета. Иногда как самостоятельный вопрос обсуждается степень родства Mega- и Microchiroptera: монофилия или независимое происхождение? Второй аспект большинством авторов неоправданно упрощается, поскольку они пытаются построить модель перехода к активному полету, упуская при этом исследование процесса (путей и закономерностей) морфологической эволюции данной группы животных.

Обсуждая указанные аспекты эволюции Chiroptera, различные авторы отталкивались от различной фактологической базы: данные палеонтологии, исследования рецентных видов (актуализм), аналогия с другими летающими и планирующими животными, использование расчетов и законов технической аэродинамики, умозрительные построения, данные, полученные методами молекулярной биологии.

Неполнота палеонтологической летописи ослабляет данную фактологическую базу, делая ее открытой для различных спекулятивных построений. Возрастает роль метода актуализма и, в частности, морфологических исследований различных органов, систем органов, организмов в целом.

Изложенные здесь суждения по указанным аспектам эволюции рукокрылых основываются, главным образом, на результатах исследования системы органов локомоции этих животных (Ковтун, 1978, 1984). Появление ряда новых исследований (в том числе и в нашей лаборатории) вынуждает вновь обратиться к данной теме с целью ревизии своих прежних выводов в свете новых данных, включения в дискуссию обсуждаемой проблемы, критической оценки данных, полученных нетрадиционными методами исследования с позиций эволюционной и сравнительной морфологии, привлечения внимания биологов к морфологическому аспекту эволюции рукокрылых.

1. Происхождение рукокрылых

Известно высказывание В. Грегори (Gregory, 1910 — цит. по Вебер, 1936), что рукокрылые, шерстокрылы и приматы имеют общее происхождение от одного верхнемелового семейства, которое по многим признакам обнаруживало сходство с тупайями. Это высказывание носит априорный характер.

Палеонтология пока не может помочь в решении данного вопроса. Самые древние находки известны из раннего эоцена Америки и Европы: *Icaronicteris index* из раннего эоцена озера Вайоминг, США (Jepsen, 1966, 1970) и Франции (Russell et al., 1973); *Paleochiropterух* и *Archeonycteris* из раннего эоцена Австрии; *Cecilionycteris* из среднего эоцена Германии (цит. по Smith, 1976). Однако несмотря на наличие ряда примитивных признаков, в том числе и в органах локомоции, эти формы вполне соответствуют статусу Chiroptera и нисколько не раскрывают проблемы предковой формы и переходной стадии. И все же эти находки подводят к констатации, что жизненная форма Chiroptera уже сформировалась и была широко распространена в раннем эоцене, и это отодвигает происхождение группы в ранний палеоцен или даже поздний мел (Jepsen, 1970; Smith, 1976). Следует отметить, что с этим геологическим периодом связана эволюция покрытосеменных и распространение Coleoptera, Diptera, Lepidoptera (Leppik, 1957).

Сформировалось и другое, практически общепринятое мнение, что предки рукокрылых были мелкими, живущими на деревьях животными. Видимо, решающим здесь было представление, что полет мог начаться только с дерева.

Представления о предках рукокрылых традиционно основывались, главным образом, на анализе зубной системы. Наиболее непосредственно отношение к проблеме высказал, видимо, А. Ромер (1939), писавший, что «по тем признакам, которые не связаны со способом летания, летучих мышей вполне можно бы отнести к отряду Insectivora» (с. 245). Это мнение вряд ли можно признать бесспорным, оно подверглось критике (Ковтун, 1984). Д. Смит (Smith, 1976) считает аргументы в пользу насекомоядного предка рукокрылых (основанные на зубной системе) недостаточными.

Наше исследование органов локомоции рукокрылых и насекомоядных не дало прямых доказательств в пользу насекомоядного предка, однако, не дало и аргументов для его отрицания (Ковтун, 1984). При этом нить потянулась к приматам. Было рассмотрено более 40 признаков (из различных систем органов), проявляющих большее или меньшее сходство у рукокрылых и приматов. Внимание привлекли два факта: упомянутое сходство проявляется как по предковым, так и производным признакам; некоторые из наиболее продвинутых признаков рукокрылых у приматов проявляют лишь тенденции к изменению в данном направлении, и — наоборот.

Сходство по признакам, сохраняющим предковое состояние (провизорные органы, строение матки, симметричное ветвление дуги аорты, строение таза, полный комплект мышц стопы, соединение костей черепа и др.) в значительной мере исключает конвергентное приобретение их. Сходство по производным признакам (смещение глазниц на переднюю поверхность черепа, тенденция к увеличению объема мозговой капсулы, укорочение лицевого отдела черепа, удлинение конечностей, особенно пальцев, сильно развитые большой и малый бугорки плечевой кости, противопоставление большого пальца кисти, увеличение головчатой кости запястья и др.) может свидетельствовать о параллельном их приобретении, хотя не исключает возможности конвергенций.

В пользу параллелизмов свидетельствует сходство тенденций в перестройке ряда гомологичных структур приматов и рукокрылых как имеющих, так и не имеющих отношения к органам локомоции. Характерно, что перестройки структур, входящих в состав локомоторного аппарата, при сходстве тенденций максимального выражения (продвинутости) достигают у рукокрылых (крайний пример — удлинение звеньев грудной конечности, усиление мускулатуры плечевого пояса), тогда как перестройки структур, не имеющих прямого отношения к органам локомоции,— у приматов (крайний пример — увеличение мозговой капсулы и развитие мозга). Полагаю, что такое соотношение признаков можно истолковать как доказательство, что структуры и их признаки, специфичные рукокрылым («хироптерные») и приматам (приматные) получили развитие от гомологичных структур, находившихся в сходном («зачаточном») состоянии у близкородственных предков рукокрылых и приматов. Мозг рукокрылых и мозг приматов развились из мозга насекомоядного типа, но мозг первых претерпел лишь незначительные, зачаточные изменения в сторону его увеличения; для вторых это стало магистральным (определяющим специфику группы) направлением их эволюции. В отношении перестроек конечностей все выглядит наоборот *.

Что касается предковых признаков, то и рукокрылые и приматы обнаруживают по ним сходство с насекомоядными (особенно по таким признакам как строение матки, провизорные органы, ветвление дуги аорты, строение таза и др.).

* Квадратный указатель мозга (произведение абсолютной на относительную массу мозга) составляет: у насекомоядных — 0,06; рукокрылых — 0,18; узконосых обезьян — 0,56—2,22 (Жеденов, 1962). Индекс энцефализации некоторых рукокрылых превышает таковой мадагаскарских лемуров (Pirlot, Stephan, 1970). Длина звеньев конечности по отношению к грудопоясничному отделу позвоночника у рукокрылых: плечо — 70,2—133,0 мм; предплечье — 114,0—210,0; кисть — 117,0—400,0; у приматов соответственно: 41,8—93,3; 41,8—111,0; 32,5—66,6 (Ковтун, 1984).

И. И. Шмальгаузен (1940) параллелизмами считал сходство, приобретенное гомологичными органами на базе сходства, унаследованного от общих предков — «общей основы». Обсуждая эту проблему, Л. П. Татаринов (1976, с. 192) приходит к заключению, что «филогенетические параллелизмы основаны на сходстве не только условий существования, ортоселекции и эпигенетических структур, но и на ограниченном и сходном для каждой группы *близкородственных организмов* (курсив наш) резерве генотипической изменчивости».

Приведенные данные и их интерпретация привели нас к выдвижению тезиса, что в истории Chiroptera, очевидно, был период (этап) параллельного развития с предками приматов. Этот отрезок времени, видимо, и является неизвестным нам переходным этапом в филогении рукокрылых (возможные причины дивергенции с приматами рассмотрим ниже).

Тезис о филогенетической близости рукокрылых и приматов не нов. Известно, что Линней объединял их в рамках одного отряда, выше приведено высказывание В. Грегори. У нас этот тезис получил некоторое морфологическое обоснование. В дальнейшем его обсуждение привлекло ряд других исследователей, в том числе и работающих с применением «нетрадиционных» методов.

В частности Д. Петтигрю (Pettigrew, 1986), исследовав связи между сетчаткой глаза и верхними буграми четверохолмия у Micro- и Megachiroptera и сравнив их с приматами, пришел к заключению о родстве с приматами не всех рукокрылых, а только Megachiroptera. Тем самым он подчеркнул независимое происхождение подотрядов рукокрылых.

Р. Мартин (Martin, 1986), основываясь, главным образом, на морфологии (в частности строении слуховой капсулы), возражает против родства рукокрылых и приматов, так как и против дифилии Chiroptera. Он также считает, что биомолекулярные данные противоречат сближению крыланов (Megachiroptera) и приматов.

С. Барнабас и др. (Barnabas et al., 1987), изучая (посредством генеалогического анализа частот аминокислотных последовательностей генов, контролирующих синтез альфа-гемоглобина) скорость эволюции и филогенетические взаимоотношения млекопитающих и, в частности приматов, получили результаты, противоречащие гипотезе близкого во времени происхождения предков рукокрылых и приматов. Более того, они утверждают, что рукокрылые возникли независимо от насекомоядных, однако не возражают против их монофилии.

Исследование эмбриогенеза черепа рукокрылых, проведенные в нашей лаборатории (Лихотоп, 1989), позволило выявить ряд признаков, свидетельствующих в пользу концепции близости к приматам. В частности у рукокрылых обнаружена явная тенденция к укорочению носовой капсулы, отсутствие отверстия носовой перегородки, отсутствие глазничновисочной перемычки, сходное строение и относительные размеры ушной капсулы, сужение базальной пластины в оральном направлении, превосходство размеров крылоклиновидной кости над глазничноклиновидной и др.

Сравнительно-морфологическое исследование пищеварительной системы рукокрылых и насекомоядных (Жукова, 1989) показало, что не только зубы, но и органы собственно пищеварительной системы могли быть унаследованы от насекомоядных. К сходным выводам привело ранее выполненное исследование васкуляризации кишечного тракта рукокрылых и насекомоядных (Schultz, 1965).

Представляется, что цитируемых работ достаточно, чтобы заметить противоречивость данных и мнений по поводу филогении рукокрылых. Противоречивость проявляется не только по результатам традиционных (исследования, базирующиеся на зубной системе, краниальном и посткраниальном скелете) и нетрадиционных методов исследования, но и, особенно, по данным авторов, использующих последние методы.

Решая проблему филогенеза, авторы игнорируют другую составную часть проблемы — морфологическую эволюцию группы и, в частности, пути и закономерности эволюции органов локомоции — ключевого зве-

на в становлении отряда Chiroptera. Если считать, что предками рукокрылых были мезозойские млекопитающие, то необходимо представить возможности перестройки «ходячей» конечности примитивного маммального предка в крыло рукокрылых. Состояние наших знаний говорит, что такая перестройка в истории млекопитающих крайне редка и достоверно имела место один раз. Знания, накопленные филогенетикой, теорией эволюции, эволюционной морфологией делают аксиоматичным и то, что для подобных преобразований нужны морфологические, экологические и этологические предпосылки, приведшие к соответствующим преадаптациям; нужны стимулирующие факторы, факторы, поддерживающие селективность преобразований, особенно на стадии переходных форм.

Попытаемся кратко проанализировать эту часть проблемы с позиций сравнительной морфологии и экологии, принимая, что ключевым морфогенезом в перестройке конечности рукокрылых были перестройки кисти, в частности, удлинение 2 — 5-й пястных костей и фаланг 3 — 5-го пальцев.

Сравнительно-анатомические обобщения показывают, что адаптивная перестройка скелетных элементов кисти начинается с незначительных изменений формы и рельефа суставных поверхностей, отчасти — топографии. Если режим локомоции изменяется далее, то происходят изменения, носящие количественное выражение: редукция одних и гипертрофия других элементов кисти, коссификация тех или иных компонентов. Различные сочетания этих изменений позволили выделить в классе млекопитающих девять типов автоподия (Манзий, 1959), в один из которых (пятый) вписывается и кисть рукокрылых (рис. 1). В этот же пятый тип вкладываются кисти некоторых насекомоядных (ежа, бурозубки), большинства видов сумчатых, однопроходных, хищных. Среди насекомоядных имеются несколько вариантов автоподия (пятый, третий, первый типы), многовариантность характерна большинству других отрядов. Для всех видов рукокрылых (Mega- и Microchiroptera) характерен один тип кисти. Автоподий рукокрылых можно отнести к пятому типу с натяжкой и лишь по части количественных признаков (слияние Cr+Ci++Cc; C_4+C_5). Такой же признак как смещение гороховидной косточки (Ca) из проксимального ряда к основанию Mc_5 (его можно рассматривать как количественный — изменилось соотношение числа косточек проксимального и дистального ряда, но вместе с тем и как качественный — изменился рычаг приложения силы локтевого сгибателя запястья) — уникальный в классе млекопитающих. Весьма существенные изменения качественного характера претерпели форма суставного рельефа и размеры сочленовных поверхностей пястных и запястных костей автоподия рукокрылых. Удлинение 2 — 5-й пястных костей (Mc_{2-5}) и фаланг 3 — 5-го пальцев хотя и можно рассматривать как количественные изменения, однако масштаб их такой, что определяет новое качество конечностей. Качественные признаки не кажутся столь масштабными (взять хотя бы форму суставных поверхностей), однако, им в большей степени присуща специфичность, в совокупности характеризующая конечность рукокрылых. Эта специфичность определяет не только морфологическое, но и биомеханическое своеобразие органов локомоции, создавая систему нового качественного типа — крыло рукокрылых. Важно отметить, что отдельным качественным признакам в пределах этой системы (качества) характерен определенный диапазон вариабельности их количественных характеристик.

Приведенное сравнение свидетельствует, что автоподий рукокрылых по количественному составу компонентов в общем соответствует автоподию некоторых насекомоядных (и других животных пятой группы), а важнейшей эволюционной перестройкой его, приведшей к образованию конечности иного качественного ранга (уровня), является удлинение пястных костей и фаланг. Предположительно это и есть ключевой морфогенез в эволюции Chiroptera. Причины и механизмы удлинения не изу-

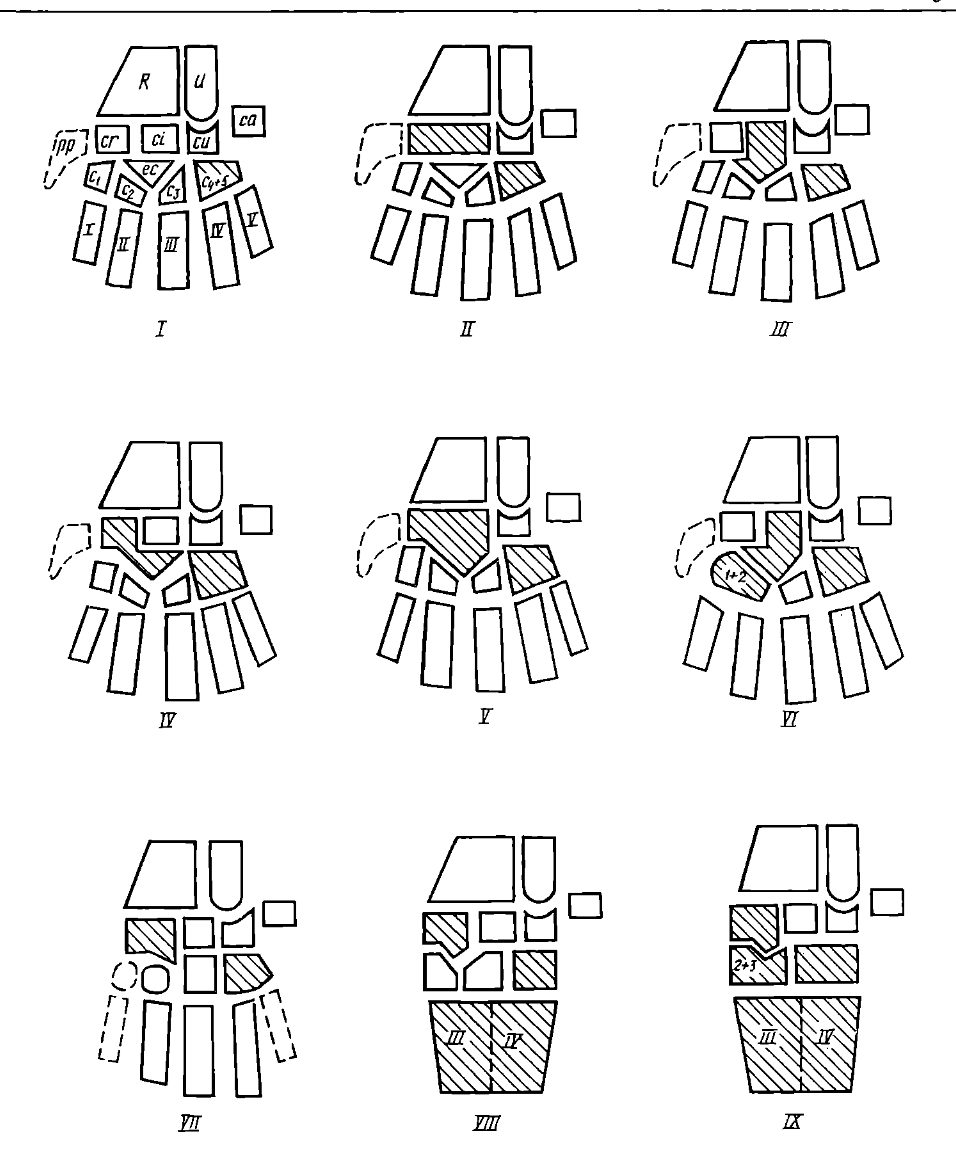


Рис. 1. Схематическое изображение количества костей, участвующих в формировании запястья млекопитающих (сросшиеся кости заштрихованы, непостоянные показаны пунктиром (Манзий, 1962):

I — крот, выхухоль, зайцеобразные, некоторые приматы, жиряки; *II* — грызуны; *III* — неполнозубые, некоторые сумчатые *(Dasiurus viverinus; Paranulis garagassi)* и насекомоядные (водяная кутора); *IV* — человекообразные обезьяны и человек; *V* — хищные, ластоногие, однопроходные, большинство сумчатых, некоторые насекомоядные (еж, землеройка-бурозубка); *VI* — броненосцы; *VII* — хоботные (Poboscidae), свинообразные (свиньи, пекари, бородавочники), бегемоты, носороги, тапиры; *VIII* — мозоленогие; *IX* — жвачные.

чены, и этот вопрос до наших публикаций в литературе практически не обсуждался. Но без его обсуждения все представления об эволюции этой группы животных будут лишь половинчатыми.

В связи с этим попытаемся воспроизвести (насколько это возможно) экологические условия, вызвавшие к жизни и стимулировавшие перестройку ходячей конечности в крыло; представить жизненные формы переходного периода.

Основой нашей гипотезы, объясняющей пути и причины перестроек автоподия рукокрылых, послужили следующие факты. Прежде всего, это то, что древесные адаптации открывают возможность (являются как

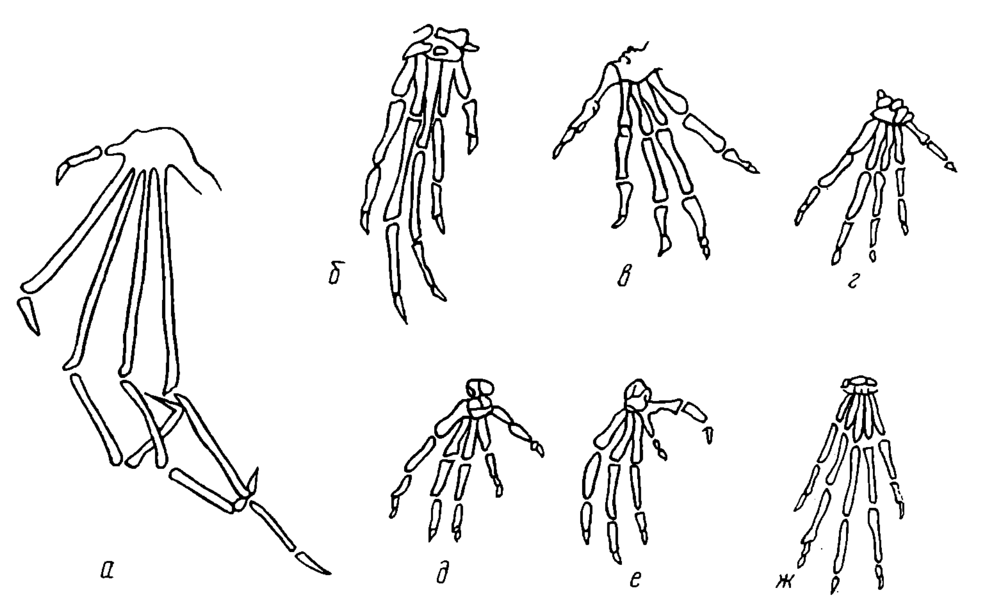


Рис. 2. Пропорции скелетных компонентов кисти:
а — сибирский трубконос; *б* — мадагаскарская руконожка; *в* — изящный лемур; *г* — галаго; *д* — тонкий лори; *е* — обыкновенный потти; *ж* — долгопят.

бы толчком) удлинения звеньев грудных конечностей, особенно у «стопоходящих» животных и с «хватательной» кистью (Anthony, 1912; Haines, 1958; Данилова, 1965). Второе — хватательная кисть характеризуется прочным корневым отделом (базиподий, метаподий), удлиненными пальцами, высокой подвижностью пальцев независимо от метаподиев (Данилова, 1965). Отсюда вытекает первый важнейший вывод для расшифровки механизмов перестроек кисти: при становлении «хватательной» кисти селекция направлена была на укрепление корневого отдела кисти, удлинение пальцев и увеличение их подвижности независимо от метакарпалий.

Организация рукокрылых свидетельствует, что их предки должны были пройти через древесный (равным образом — скальный) образ жизни: большой палец автономный по отношению к другим, хорошо подвижный и противопоставлен другим пальцам; сильно развитые мышцы плечевого пояса; флексоры плеча развиты так же и даже сильнее экстензоров (Ковтун, 1973); укороченный лицевой отдел черепа; глазницы смещены на переднюю поверхность черепа и др. То, что первый палец рукокрылых обладает автономной подвижностью, снабжен хорошо развитым когтем и не был вовлечен, подобно другим, в перестройки кисти (он сохраняет анцестральное состояние), свидетельствует о неординарной функциональной значимости его у предковых форм рукокрылых на переходном этапе филогении. Это еще один из фактов (вывод второй), на которых основывается наша гипотеза.

Сравнение кисти рукокрылых и приматов (рис. 2) отражает общность тенденций к удлинению их компонентов. Однако очевидна и альтернативность реализации этих тенденций: у первых удлинение произошло за счет, прежде всего, пястных костей (Mc_{2-5}), а затем фаланг; у вторых — фаланг, и лишь незначительно пястных костей. Таким образом, сущность различий ясна, однако она нисколько не проясняет причинно-следственных связей, лежащих в основе альтернативности реализации сходных тенденций.

Предлагается следующая схема. На стадии древесной жизни как у предков рукокрылых, так и приматов имели место сходные изменения кисти, удлиняться могли как пястные кости, так и фаланги (и другие

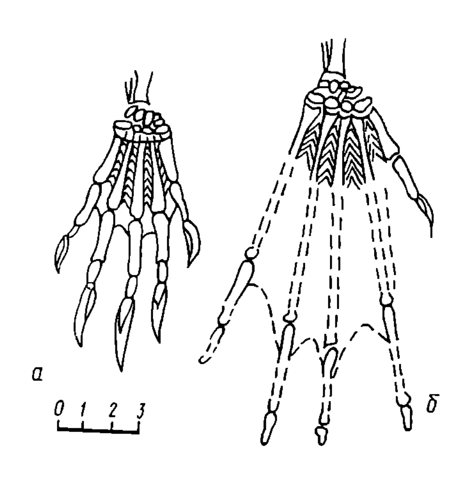


Рис. 3. Кисть землеройки-бурозубки *(а)* и предполагаемое следствие удлинения пястных костей у предков рукокрылых *(б)*.

Р. Фишера, Д. Холдена, С. Райта (цит. по Шмальгаузену, 1968; Майру, 1971), доказывающие, что даже самые малые селективные преимущества неизбежно ведут к накоплению в популяции генов, определяющих это преимущество. Отсюда — даже зачаточная межпальцевая перепонка, неизбежно возникающая при удлинении пястных костей способствовала отдаче тепла, и в этом была ее изначальная селективность.

Поскольку первый палец способен был взять на себя значительную локомоторную функцию, уровень жизнедеятельности переходных форм не должен был снизиться. Селективность удлинения поддерживалась посредством межпальцевой перепонки. Наиболее эффективно рассеивать тепло могли животные с растопыренными пальцами, для этого им надо было на время высвободить грудные конечности. Они достигали этого, подвешиваясь пальцами стопы. В висячем положении они могли пытаться поймать пролетающее насекомое, ладони-сачки способствовали этому. Селективность возрастала и по линии трофики.

Посколько механизм подвешивания первоначально не мог быть совершенным, животные срывались — расширенные ладони увеличивали сопротивление воздуха, смягчая приземление или снижение на нижерасположенные ветви. Активная работа кистей усиливала эффект и позволяла даже несколько корректировать траекторию «парашютирования» животного и пролетающего насекомого. Удачные попытки вызывали к жизни рефлекторные механизмы. Возникла селективность по локомоторной функции.

Предлагаемая схема не является лишь умозрительной. Исследование органов локомоции представителей тринадцати семейств рукокрылых дало фактический материал, позволяющий не только судить о чертах сходств и различий в строении гомологичных структур, но и выявить (благодаря неравномерности скорости эволюционных преобразований органов) особенности строения, подлежащие анализу с позиций модусов фило-органогенеза: необратимости эволюции; прогрессивной специализации; усиления, ослабления, замещения, компенсации, смены функций; олигомеризации органов и др. Такой анализ позволил прежде всего определить тенденции перестроек тех или иных структур, произвести реконструкцию некоторых из них и создал предпосылки для исторического анализа.

Оригинальную концепцию жизненной формы на пути к Chiroptera предложил К. К. Панютин (1980). Это мелкие животные с преобладанием насекомоядности, обитающие над топкой илистой поверхностью, в условиях, аналогичных нижнему ярусу современных мангровых зарослей. Они подвешивались к ветвям когтями тазовой конечности, при отливах «спрыгивали» на топкую поверхность почвы, где и охотились на мелких беспозвоночных. Дабы не увязнуть в иле, у них образовалась межпальцевая перепонка.

Если представить, что передвижение этих животных было сходным с передвижением современных обитателей мангровых зарослей — илистых прыгунов (*Periophthalmus)*, то у них должно было также произойти усиление мускулатуры грудного пояса и грудных конечностей, что было необходимым для возникновения полета.

Вместе с тем представляется, что переход такой жизненной формы

к полету встретил бы ряд затруднений. Во-первых, необходимо обосновать причины резкой переориентации экологической ниши, ведь предыдущая давала обилие корма и надежную защиту. Во-вторых, локомоция по типу илистого прыгуна ограничивала бы рост пястных костей; для нее достаточно площади стопы, скажем, болотных птиц, или полуводных млекопитающих. В-третьих, подобные жизненные формы имеют больше преадаптаций для последующего освоения водных или болотных биотопов, а не воздушного пространства. Рассмотренная концепция пока не подтверждается палеонтологическими и морфологическими данными. Тем не менее считаю, что она представляет интерес, и ее следовало бы разрабатывать далее.

Заключая раздел о происхождении рукокрылых, приходим к следующему. Априорные высказывания о насекомоядном предке нельзя считать опровергнутыми современными исследованиями. Данные, полученные методами биохимии и молекулярной биологии (электрофорез белков, гибридизация ДНК, анализ аминокислотных последовательностей генов, контролирующих синтез альфа-гемоглобина, и др.), а также при исследовании «мягких тканей», мы еще не научились расшифровывать, а тем более оценивать их весомость. Думаю, что эти исследования ставят дополнительные вопросы, стимулируют новые разработки, но сегодня не могут играть решающей роли в ответе на поставленный вопрос. Так, например, Д. Петтигрю (1986) большой вес придает схеме нервных связей между сетчаткой глаза и буграми четверохолмия, делая вывод о филогенетической близости Megachiroptera и приматов: только у этих животных каждый верхний бугор четверохолмия получает информацию от обоих глаз. Вместе с тем имеются данные, что альбинизм сопровождается изменением характера перекреста ретинોректальных и ретиноталямических волокон (Ghillery, 1986).

По моему мнению, возрастает роль эволюционной морфологии, ибо она более других направлений готова взять на себя интегрирующую функцию. Морфология (при отсутствии палеонтологических данных) оперирует фактами, допускающими формулировку гипотез менее спекулятивных, чем другие направления.

Результаты наших морфологических исследований не позволяют назвать непосредственных предков рукокрылых, но открывают возможность эволюционных перестроек примитивной, пятипалой, «ходячей» конечности насекомоядного типа в крыло рукокрылых.

В отношении филогенеза группы рукокрылых по уровню знаний к настоящему времени с определенностью можем констатировать лишь, что предковые формы рукокрылых были небольших размеров, они прошли этап древесной (скальной) жизни; к раннему эоцену они достигли статуса Chiroptera и были достаточно дифференцированы и распространены. Последнее предполагает существование Prochiroptera уже в верхнем мелу.

Есть основания предполагать также, что эти предки были близки к насекомоядным. Конструктивной представляется гипотеза о филогенетической близости и параллелизме на одном из ранних этапов исторического развития предков рукокрылых и приматов, позволяющая приоткрыть тайну переходного периода в филогенезе отряда. Начало дивергенции определили различия в перестройках кисти. Эволюция по пути Chiroptera началась с удлинением пястных костей (Mc_{2-5}), что неизбежно вело к возникновению межпальцевой перепонки, ослабляло корневой отдел автоподия и раскрепощало кисть для последующих перестроек. Эволюцию рукокрылых нельзя рассматривать вне связи с эволюцией их полета.

Вебер М. Приматы.— М.; Л.: Биомедгиз, 1936.— 336 с.
Данилова Е. И. Эволюция руки.— Киев : Наук. думка, 1965.— 198 с.
Жеденов В. Н. Сравнительная анатомия приматов.— Киев : Здоровье, 1962.— 320 с.
Жукова Н. В. Особенности морфологии кишечника в свете проблемы филогенеза рукокрылых // Вестн. зоологии.— 1989.— № 5.— С. 67—74.

Ковтун М. Ф. Влияние опоры и передвижения на соотносительное развитие мышц плеча, действующих на локтевой сустав млекопитающих // Там же.— 1973.— № 3.— С. 60—65.
Ковтун М. Ф. Аппарат локомоции рукокрылых.— Киев : Наук. думка, 1978.— 230 с.
Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых.— Киев : Наук. думка, 1984.— 304 с.
Лихотоп Р. И. Эмбриональное развитие черепа рыжей вечерницы (Nyctalus noctula, Chiroptera) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1989.— 25 с.
Манзий С. Ф. Запястье млекопитающих в свете эволюции и функции их грудных конечностей : Дис. ... докт. биол. наук.— Киев, 1957.— 697 с.
Майр Э. Принципы зоологической систематики.— М.: Мир, 1971.— 454 с.
Панютин К. К. Происхождение полета рукокрылых // Вопр. териологии. Рукокрылые (Chiroptera).— М.: Наука, 1980.— С. 276—286.
Ромер А. Ш. Палеонтология позвоночных.— М.; Л.: ГОНТИ, 1939.— 415 с.
Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики.— М.: Наука, 1976.— 265 с.
Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.— 231 с.
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции.— М.: Наука, 1968.— 451 с.
Anthony R. Contribution a l'etude morphologique generale des caracterres d'adaptation a la vis aerboricole ches les vertebres // Sci. Nat., Zool., Ann. 9 ser.— 1912.— **1**.— P. 101—342.
Barnabas S., Usha R., Quru K., Barnabas I. General relationships of mammalian order and evolutionary development of primates inferred from best-fit alfa-globin Phylogenies // J. Biosci.— 1987.— **12**, N 3.— P. 165—174.
Cromptom A. W. The enigma of the evolution of mammals // Optima.— 1968.— **18**, N 2.— P. 137—151.
Gnillery R. W. Neural abnormalities of albinos // Trends in Neurosciences.— 1986.— 9, N 8.— P. 364—367.
Haines W. Arboreal or terrestrial ancestry of Placental mammals // Quart. Rev. Biol.— 1958.— **33**, N 1.— P. 1—23.
Jepsen G. L. Early Eocene Bat from Wioming // Science.— 1966.— **154**, N. 3754.— P. 1333—1339.
Jepsen G. L. Bat Origins and evolution // Biology of bats.— New York; London, 1970.— Vol. 1.— P. 1—64.
Martin R. D. Are fruit bats primates // Nature.— 1986.— **320**, N 6062.— P. 482—483.
Leppik E. E. Evolutionary relationship between entomophilious and anthophilious insects // Evolution.— 1957.— **11**, N 6.— P. 466—481.
Pirlot P., Stephan H. Encephalisation in Chiroptera // Canad. J. Morphol.— 1970.— **48**, N 3.— P. 375—410.
Pettigrew L. D. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain // Science.— 1986.— **231**, N 4743.— P. 1304—1306.
Russell D. E., Lovis P., Savage D. E. Chiroptera and Dermoptera of the French early Eocene // Univ. California Publ. Geol.— 1973.— **95**.— P. 1—57.
Smith I. D. Chiropteran evolution // Spec. Publ. Mes. Texas Tech Univ.— 1976.— N 10.— P. 49—69.
Schultz W. Studien über den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Ein Beitrag zum Problem der Homologisierung von absehitten des Saugetierdams // Z. Wiss. Zool.— 1965.— **171**.— P. 241—391.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 27.09.89

РЕФЕРАТ ДЕПОНИРОВАННОЙ СТАТЬИ

Численность серой мухоловки, мухоловки-белошейки и мухоловки-пеструшки на территориях с различным уровнем рекреационной нагрузки / Костюшин В. А.— 8 с.— Библиогр. 12 назв.— Деп. в ВИНИТИ 19.01.90. № 435—В90.

Приводятся данные о численности 3 видов мухоловок в наиболее распространенных лесных биотопах Киевской обл., находящихся на I—III стадиях рекреационной дигрессии. Наиболее значительно сокращается плотность гнездования серой мухоловки, в меньшей степени мухоловки-белошейки. Численность мухоловки-пеструшки растет почти во всех исследуемых биотопах. Автор полагает, что плотность гнездования рассматриваемых видов связана с рекреацией лишь опосредовано: через изменение интенсивности и структуры хищничества, конкурентных отношений и наличие мест, пригодных для гнездования.